

# MODALITÉS D'OCCUPATION DE L'ESPACE AÉRIEN PAR LES HÉMI-ÉPIPHYTES : LE RÔLE DE LA RÉITÉRATION CAULINAIRE

Juliana PROSPERI, Claude EDELIN et Georges MICHALOUD\*

## INTRODUCTION

Les forêts tropicales abritent de nombreuses formes végétales parmi lesquelles les héli-épiphytes sont sans doute l'une des plus originales et des moins connues. Ces plantes commencent leur vie en épiphytes dans la cime d'un arbre support. Après plusieurs années de développement leurs racines atteignent le sol où elles puisent l'eau et les éléments minéraux dont elles ont besoin, tandis que leur couronne s'épanouit dans la cime de l'arbre hôte.

Ce type de plante a inspiré de nombreux travaux. Bessey (1908), Richards (1952) et Ramirez (1977) se sont intéressés à leur aptitude à germer sur un support où l'implantation est *a priori* problématique. Richards (1952), Madison (1977), Putz & Holbrook (1986) ont étudié les structures morphologiques et anatomiques des tiges et des feuilles, permettant à ces plantes de résister au stress hydrique causé par leur exposition au soleil. Ils ont mis aussi en évidence l'existence de plusieurs types anatomiques et fonctionnels de racines qui permettent l'ancrage ou la nutrition de l'organisme. Rao (1966) a décrit la formation des anastomoses entre les racines aériennes des figuiers étrangleurs. Ting *et al.* (1987) et Schmitt *et al.* (1988) ont analysé les mécanismes photosynthétiques que les héli-épiphytes mettent en jeu en fonction des conditions climatiques environnantes. Enfin, plusieurs auteurs ont réfléchi au problème de l'apparition et de l'évolution du type héli-épiphyte (Dobzhansky & Murça-Pires, 1954 ; Corner, 1958 ; Ramirez, 1977) et aux rapports existant entre ces organismes et leur support (Guy, 1977 ; Michaloud & Michaloud-Pelletier, 1987, Putz & Holbrook, 1989 ; Daniels & Lawton, 1991 ; Compton & Musgrave, 1993).

A l'exception des travaux de Caraglio (1985, 1986) aucune recherche n'a été menée sur l'architecture et la dynamique de croissance des héli-épiphytes. Or les travaux de Michaloud & Michaloud-Pelletier (1987) indiquent que la connaissance de la structure et du mode de développement de la plante peut revêtir une importance particulière dans la compréhension des équilibres qui s'établissent entre la plante et son support. Ils montrent en effet qu'il existe une forme d'arbre support favorable à l'installation des figuiers héli-épiphytes et au contraire des

---

\* Laboratoire de botanique, Université Montpellier II, URA 327 du CNRS, 163, rue A. Broussonet F-34000 Montpellier.

formes rédhibitoires. On peut penser qu'il existe de la même façon, des architectures chez les héli-épiphytes, particulièrement favorables à leur développement dans la cime de l'arbre hôte. Dans cet ordre d'idée les modalités de réitération pourraient jouer un rôle important. On sait en effet que ce mode de ramification particulier au cours duquel la plante duplique sa propre architecture, joue un rôle essentiel dans la compétition spatiale entre les plantes terrestres (Oldeman, 1974 ; Atger & Edelin, 1994). Existerait-il un processus réitératif spécialement adapté à la vie héli-épiphyte ?

Devant l'intérêt de ce genre d'information, nous avons décidé d'entreprendre des recherches sur l'architecture des héli-épiphytes afin de comprendre leurs modalités d'occupation de l'espace. Cet article présente les premiers résultats de cette étude, au travers de l'analyse de trois espèces guyanaises appartenant à trois genres différents, *Ficus*, *Clusia* et *Coussapoa*. Ils font ressortir le rôle que joue le processus de réitération dans le développement de la plante et dans ses relations spatiales avec la cime du support.

## MATÉRIEL ET MÉTHODE

### IMPORTANCE TAXINOMIQUE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

Il existe dans le monde 15 familles représentant 31 genres de plantes héli-épiphytes ligneuses (Madison, 1977 ; Catling & Lefkovtch, 1989 ; Berg *et al.*, 1990). La plupart d'entre elles se répartit entre trois familles : les Moraceae, avec environ 750 espèces pour le genre *Ficus* (Berg, 1989) dont la moitié est potentiellement héli-épiphyte (Berg & Wiebes, 1992), les Clusiaceae avec environ 145 espèces du genre *Clusia* dont 85 recensées comme héli-épiphytes (Madison, *op cit.*) et les Cecropiaceae avec environ 45 espèces du genre *Coussapoa*, dont presque la moitié sont des héli-épiphytes (Berg *et al.*, 1990). Ces trois genres sont représentés en Guyane française avec respectivement 43, 13 et 9 espèces. L'étude porte sur l'ensemble de ces taxons mais dans cet article nous aborderons seulement le cas de trois espèces parmi les plus fréquentes dans notre site d'étude, et les plus remarquables par leurs différences de comportement. Ce sont : *Ficus nymphaeifolia* P. Miller, *Coussapoa latifolia* Aublet et *Clusia cuneata* Benth.

### SITE D'ÉTUDE

Les observations ont été faites en Guyane française sur la station de recherche ORSTOM-CIRAD de la Piste de St Elie. Elle est située en pleine forêt (5°N-53°W) à une trentaine de kilomètres du bord de mer. Dans ce site, il a été signalé que les Clusiaceae et les Moraceae ont un rôle prépondérant dans la biomasse des épiphytes de la forêt primaire (Benetau, 1981).

### MÉTHODE D'ÉTUDE

Nous avons d'abord repéré tous les individus rencontrés le long d'un transect de 30 km délimité par les pistes les plus récentes ouvertes à proximité de la station.

Chaque individu rencontré sur ce transect a été dessiné sur son arbre support, afin de faire ressortir la position relative de l'hémi-épiphyte à l'intérieur de la couronne de son hôte.

Conformément aux connaissances acquises en architecture végétale (Edelin, 1984 ; Barthélémy *et al.*, 1989), on sait que les plantes possèdent une structure élémentaire ou unité architecturale qui peut être dupliquée spontanément au cours de l'ontogénèse. Ce mode de ramification particulier a été nommé réitération par Oldeman (1974) et les systèmes ramifiés qui en découlent sont des « réitérats ». Adulte, l'organisme peut ainsi être une colonie d'unités architecturales diversement disposées.

On distingue plusieurs types de réitérats :

— les réitérats totaux lorsque l'unité architecturale a été entièrement dupliquée

— les réitérats partiels lorsque c'est seulement une partie de l'unité architecturale qui a été répétée.

Enfin, on parle de réitération immédiate ou différée selon que le réitérat est apparu à partir respectivement d'un méristème en croissance ou d'un bourgeon latent.

Chaque individu observé a fait l'objet d'un schéma général destiné à mettre d'abord en évidence les principaux réitérats qui le constituent et leurs positions relatives. Cette première approche a permis de dégager le mode de réitération globale de l'espèce. Par la suite, nous avons affiné cette analyse en décrivant la structure des unités architecturales à l'aide des descripteurs morphologiques habituellement utilisés dans les études architecturales : ordre de ramification, direction de croissance des axes, mode de ramification, différenciation morphologique des axes, position de la sexualité, etc. Ainsi, nous sommes parvenus à une connaissance complète de la structure de chaque individu. Un accent particulier a été mis sur l'observation du système racinaire afin de faire ressortir la présence de racines adventives, la formation d'anastomoses et la présence de dragons.

Toutes les observations *in situ* ont été effectuées à l'aide de jumelles Leica 10 × 40 ou d'une longue vue Kowa × 40.

Plusieurs échantillons de chaque espèce étudiée ont été récoltés et déposés à l'herbier du centre ORSTOM de Cayenne.

## RÉSULTATS

### ARCHITECTURE ET DYNAMIQUE DE CROISSANCE DE *FICUS NYMPHAEIFOLIA* P. MILLER

Le genre *Ficus* (originaire des îles Salomon dans le Pacifique), a une large distribution pantropicale. L'espèce qui nous intéresse s'étend de l'Amérique Centrale au nord, et au delà du tropique du Capricorne au sud du continent américain. En Guyane française elle se trouve en forêt primaire de plaine et de montagne, mais elle se rencontre aussi en forêt secondaire ou fortement anthropisée. Cette espèce se développe soit sous forme hémi-épiphyte soit sous forme terrestre. Cette dernière est rare : elle est observable dans des zones très ouvertes

(bord de piste, parcelles déboisées,...) et donne naissance à des arbres qui peuvent dépasser une dizaine de mètres de hauteur. En forêt primaire, comme dans le cas de notre site d'étude, elle est présente essentiellement sous sa forme hémipiphyte.

*Ficus nymphaeifolia* germe vers la base des branches maîtresses des arbres hôtes à une vingtaine de mètres de hauteur. A partir de ce point il construit un appareil caulinaire qui peut atteindre 10 à 15 m de haut et un système racinaire qui atteint rapidement le sol et assure à la fois l'alimentation hydrique et minérale de la plante et son ancrage sur l'arbre support. L'ancrage est assuré par l'enchevêtrement et l'anastomose de racines qui enlacent progressivement le tronc à mesure qu'elles se développent. Au stade adulte, ces racines constituent un tronc ajouré puis complètement fermé, suffisamment solide pour permettre à l'individu d'être autoportant. Cette espèce doit être rangée dans la catégorie des figuiers étrangleurs.

## LA JEUNE PLANTE (Tab. I ; Fig. 1)

Dans sa partie caulinaire, *Ficus nymphaeifolia* est constitué de quatre catégories d'axes. Le tronc (axe A1) est un monopode orthotrope à phyllotaxie spiralée et à croissance rythmique. Il est formé d'unités de croissance (UC) sans écailles, délimitées par des séries d'entre-nœuds courts. Sa ramification est immédiate et rythmique : les branches sont disposées par étages acrotones sur les unités de croissance.

Les branches (axes A2) sont des monopodes à phyllotaxie spiralée (indice 2/5) et à croissance rythmique. Leur direction de croissance est horizontale-oblique mais leurs extrémités sont sensiblement dressées. La ramification, immédiate et rythmique, est acrotone sur les unités de croissance. Elle conduit à la formation d'étages de rameaux (axes A3) dont les plus développés sont situés sur la face ventrale des axes 2 (hypotonie). La croissance des branches en épaisseur est indéfinie mais faible par rapport à celle du tronc.

Les rameaux A3 et A4 constituent des ensembles ramifiés, sans tropisme apparent (agéotropes), à durée de vie limitée qui portent la majorité des feuilles de la plante et les appareils reproducteurs. Ce sont des axes cylindriques à croissance secondaire définie. Les rameaux A3 sont constitués d'entre-nœuds longs. Ils sont très courts sur les A4.

## L'ARBRE ADULTE (Fig. 2)

L'arbre adulte peut atteindre 40 m de hauteur. Son tronc, très caractéristique, est formé de deux parties :

- au-dessus du point de germination, il s'agit d'un axe caulinaire massif qui provient de l'épaississement du tronc du jeune *Ficus*.

- sous le point de germination, il est constitué de grosses racines aplaties et anastomosées. Elles forment un entrelacs qui laisse voir plus ou moins le tronc du support qu'elles enserrant. Elles forment à la base de l'arbre un vaste cône de contreforts sinueux prolongés dans le sol par des racines superficielles qui peuvent atteindre chacune plus de 130 m de longueur (C. Atger, com. pers.).

Unité architecturale de *Ficus nymphaeifolia* P. Miller

Caractères architecturaux		Type d'axes			
		A 1	A 2	A 3	A 4
<b>Structure</b>		monopodiale	monopodiale	monopodiale	monopodiale
<b>Croissance jaire</b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique	rythmique
	Direction Ijaire	orthotrope	orthotrope	agéotrope	agéotrope
	Direction IIjaire	verticale	oblique	oblique	oblique
	Durée de vie ou longueur	indéfinie	longue à indéfinie	courte	courte
<b>Croissance IIjaire</b>	Modalité	très forte	forte	moyenne	faible
	Défilement	cylindrique	conique	conique	conique
<b>Structure des UC</b>	Marqueur des arrêts de croissance	diminution taille EN	diminution taille EN	diminution taille EN	diminution taille EN
	Types d'UC*	acrotone	acrotone	acrotone	acrotone
	Nombre d'entre-nœuds ou longueur des UC	?	■ 8 EN 45-60 cm.	■ 5 EN 30 cm.	3-5 EN 10-20 cm.
<b>Ramification</b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique	non ramifié
	Chronologie	immédiate	immédiate	immédiate	-
	Localisation	acrotone	acrotone	acrotone	-
	Angle d'insertion	■ 45°	■ 30°	■ 30°	-
	Nombre d'axes latéraux /UC	4	3	2-3	-
	Flagage	pérenne	élagage à long terme	caduc à court terme	caduc à court terme
<b>Symétrie</b>		radiale	radiale	bilatérale	
<b>Feuilles</b>	Phyllotaxie	spiralee 2/5	spiralee 2/5	spiralee 2/5	
	Forme	entières, acuminées à base cordée	entières, acuminées à base cordée	entières, acuminées à base cordée	entières, acuminées à base cordée
<b>Floraison</b>	Modalité	non florifère	non florifère	porte les sycones	porte les sycones
	Localisation	-	-	latérale	latérale
<b>Aptitude à la réitération</b>	Modalité	totale	partielle	partielle	-
	Chronologie	immédiate	immédiate	immédiate	-
	Localisation	apicale	1/2 distale	distale	-
	Nombre d'ordres maximum	4	4	3	-
	Nombre de réitérats par axe	2	2-3	1	-
<b>Ecorce</b>	Couleur	grisâtre	gris-marron	marron	vert brillant
	Texture	légèrement rugueuse	légèrement rugueuse	lisse	lisse

UC\* : unité de croissance.

La cime est portée par les deux tiers supérieurs de la partie caulinare du tronc. Elle est formée de plusieurs étages de branches maîtresses obliques abondamment ramifiées. Comme sur la jeune plante, elles comportent :

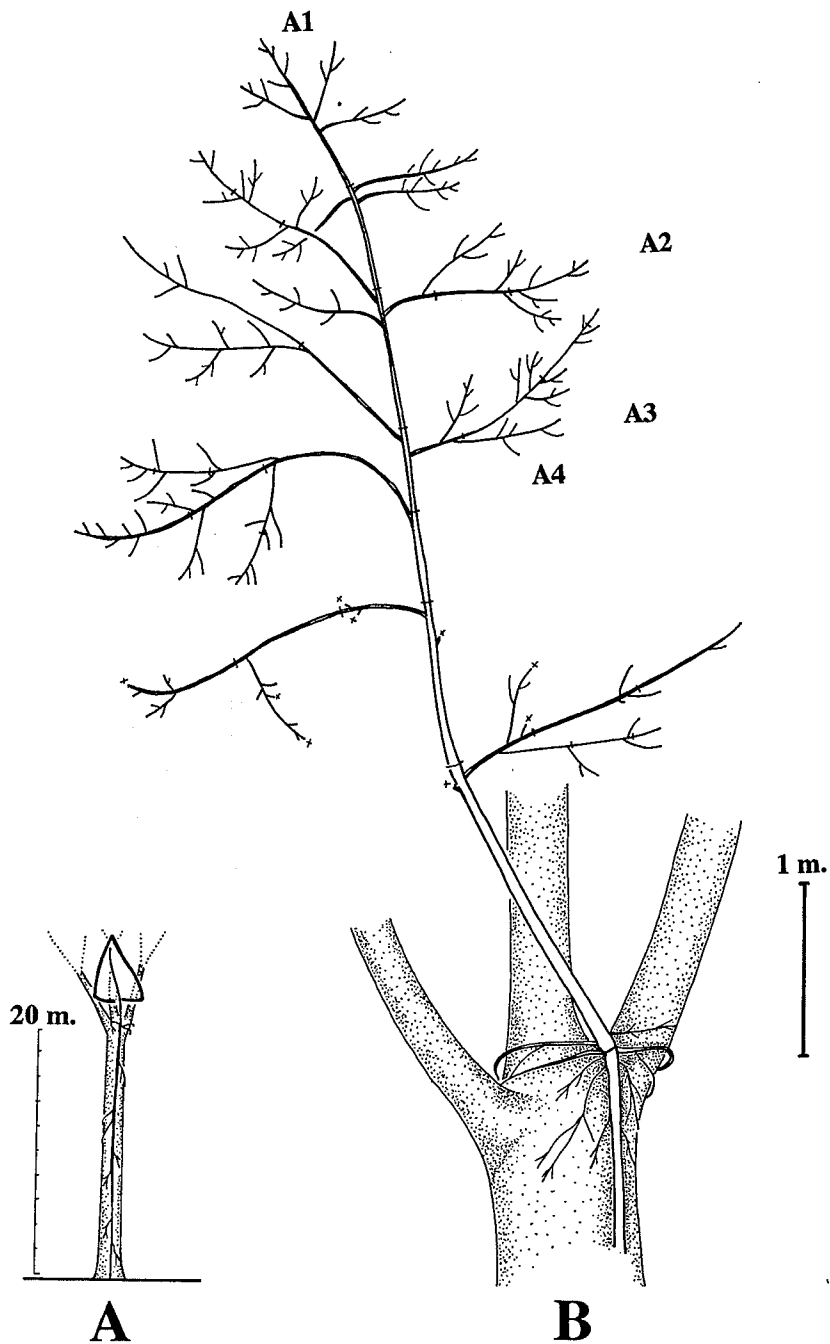


Figure 1. — *Ficus nymphaeifolia* P. Miller, au stade de l'unité architecturale. A : position de la plante sur l'arbre-hôte. B : détail du système caulinaire (A1 : tronc ; A2 : branches ; A3-A4 : rameaux).

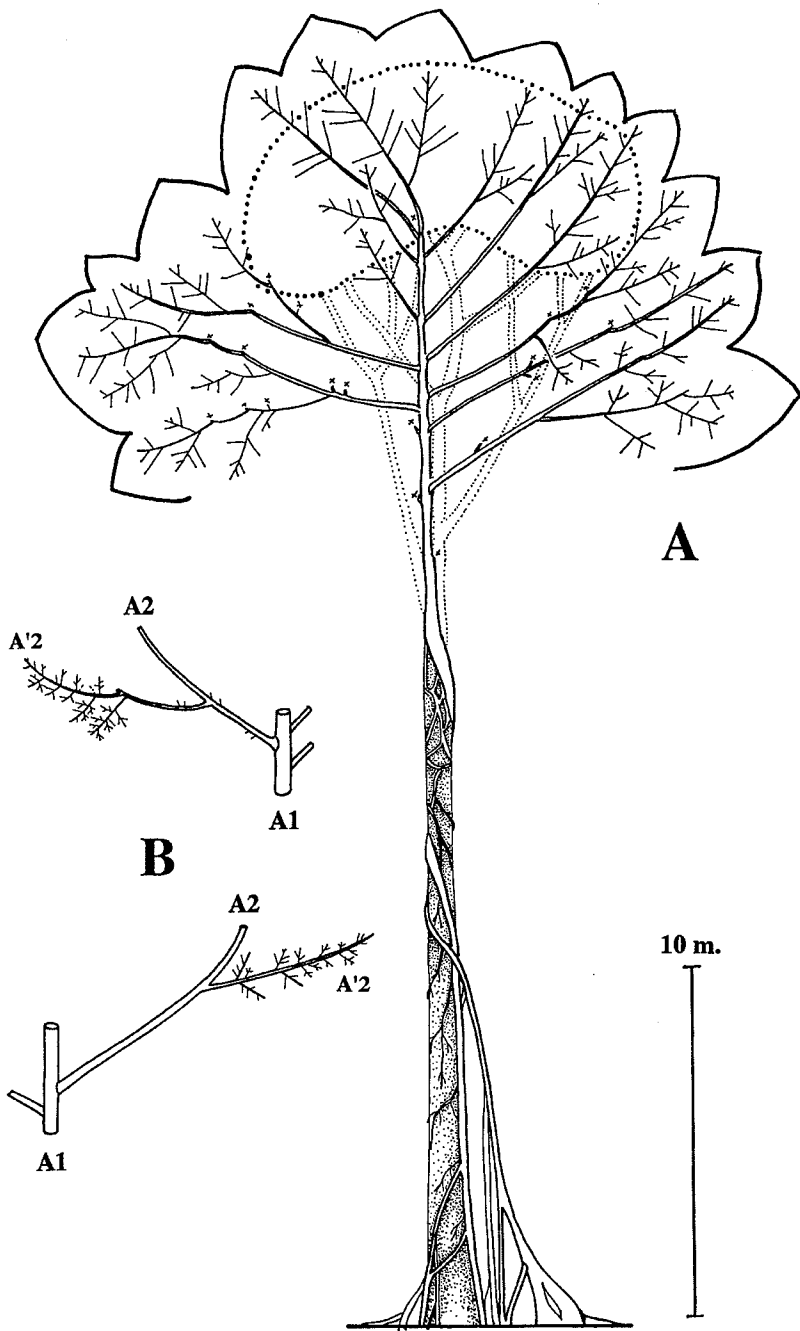


Figure 2. — *Ficus nymphaeifolia* P. Miller, adulte. A : l'arbre entier héli-épiphyte et son support (en pointillé). L'ordre ultime de ramification n'a pas été représenté pour avoir une meilleure visualisation des fourches à la périphérie de la cime du figuier. B : détail de plusieurs fourches de réitération partielle (A'2) sur deux branches.

— des axes A2 monopodiaux à phyllotaxie spiralée (indice 2/5), à croissance et ramification rythmiques, dont les extrémités sont sensiblement dressées.

— des axes A3 et A4 agéotropes disposés par étages ; leur durée de vie est courte et ils portent l'essentiel des feuilles et des fleurs.

Les branches maîtresses présentent également des fourches latérales composées d'ensembles ramifiés qui ont une structure semblable à celle des branches qui les portent. Leur axe principal oblique a un diamètre et une longueur équivalents à celui de l'axe 2 et il porte des étages de rameaux agéotropes d'ordre 4 et 5. Ils apparaissent çà et là le long de certaines branches maîtresses, particulièrement dans leur partie distale, et sont le résultat du développement particulier de certains rameaux A3. La présence de tels réitérats partiels dans la cime accroît considérablement sa surface d'exploitation photosynthétique et semble être à l'origine du caractère pérenne des branches maîtresses.

Dans la partie la plus haute de la cime, le tronc est généralement courbé. Il se termine par une fourche faite par deux branches affaissées dont l'analyse morphologique montre qu'il s'agit en réalité de réitérats totaux.

Les rameaux portés par le tronc et les réitérats constituent des houppiers distincts. Ces houppiers finissent par surcimer la couronne de l'arbre support.

#### ARCHITECTURE ET DYNAMIQUE DE CROISSANCE DE *COUSSAPOA LATIFOLIA* AUBLET

Le genre *Coussapoa* (environ 45 espèces) est limité à l'Amérique tropicale et s'étend de Mexico jusqu'au sud du Brésil (Berg *et al.*, 1990). L'espèce qui nous intéresse est largement répandue dans le massif forestier guyanais et amazonien depuis le Surinam jusqu'au Maranhao, Brésil (Berg & Dewolf, 1975).

En Guyane française cette espèce héli-épiphyte présente une écologie semblable à celle de *Ficus nymphaeifolia* Miller. Cependant nous ne l'avons pas rencontrée dans des endroits anthropisés ni dans un habitat terrestre. D'après Loubry (com. pers.) elle a la capacité de se développer au sol sur notre site d'étude.

#### LA JEUNE PLANTE (Tab. II ; Fig. 3)

*Coussapoa latifolia* s'installe dans les dépressions des troncs et dans les fourches des arbres. Il est fixé au support par de fines racines latérales formées par le pivot et la base de l'axe caulinaire.

L'unité architecturale de cette espèce est formée de quatre catégories d'axes. Le tronc (axe A1) est monopodial orthotrope à phyllotaxie spiralée (2/5) et à croissance rythmique. Il est constitué d'unités de croissance séparées par des séries d'entre-nœuds courts sans écailles. Sa ramification est immédiate et rythmique : elle donne naissance à des étages de branches situés dans la partie apicale de chaque unité de croissance (acrotonie).

Les branches (axes A2) sont monopodiales à phyllotaxie spiralée et à croissance rythmique. Elles sont orthotropes avec un angle d'insertion d'environ 45°. La ramification, immédiate et rythmique, est acrotonie : chaque unité de



Unité architecturale de *Coussapoa latifolia* Aublet.

Caractères architecturaux		Type d'axes			
		A 1	A 2	A 3	A 4
<b>Structure</b>		monopodiale	monopodiale	monopodiale	monopodiale
<b>Croissance Iaire</b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique	rythmique
	Direction Iaire	orthotrope	orthotrope	agéotrope	agéotrope
	Direction IIaire	verticale	oblique	oblique	oblique
	Durée de vie ou longueur	indéfinie	longue à indéfinie	courte	courte
<b>Croissance IIaire</b>	Modalité	forte	moyenne	faible	très faible
	Défilement	cylindrique	conique	conique	conique
<b>Structure des UC</b>	Marqueur des arrêts de croissance	diminution taille EN	diminution taille EN	diminution taille EN	diminution taille EN
	Types d'UC*	acrotone	acrotone	acrotone	acrotone
	Nombre d'entre-nœuds ou longueur des UC	60 cm.	40-60 cm.	30 cm.	10 cm.
<b>Ramification</b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique	non ramifié
	Chronologie	immédiate	immédiate	immédiate	-
	Localisation	acrotone	acrotone	acrotone	-
	Angle d'insertion	■ 45°	■ 30°	■ 30°	-
	Nombre d'axes latéraux /UC	5-8	4-5	2-3	-
	Elagage	pérenne	élagage à long terme	caduc à court terme	caduc à court terme
<b>Symétrie</b>		radiale	radiale	radiale	-
<b>Feuilles</b>	Phyllotaxie	spiralee 2/5	spiralee 2/5	spiralee 2/5	spiralee 2/5
	Forme	entières, acuminées à limbe gaufré	entières, acuminées à limbe gaufré	entières, acuminées à limbe gaufré	entières, acuminées à limbe gaufré
<b>Floraison</b>	Modalité	non florifère	non florifère	florifère	florifère
	Localisation	-	-	latérale	latérale
<b>Aptitude à la réitération</b>	Modalité	totale	totale	-	-
	Chronologie	immédiate	immédiate	-	-
	Localisation	base du tronc	1/2 basale	-	-
	Nombre d'ordres maximum	4	4	-	-
	Nombre de réitérats par axe	2	2-3	-	-
<b>Remarques</b>		Réitération totale différée à différents niveaux de l'axe racinaire principal (drageons)			
<b>Ecorce</b>	Couleur	marron	marron	marron-vertâtre	vert-marron
	Texture	légèrement rugueuse	légèrement rugueuse	lisse	lisse

UC\* : unité de croissance ; EN : entre-nœud.

croissance porte un étage de trois à quatre rameaux (axes A3) disposés radialement autour de l'axe 2. La croissance en épaisseur des branches est indéfinie mais ce sont néanmoins des axes caducs.

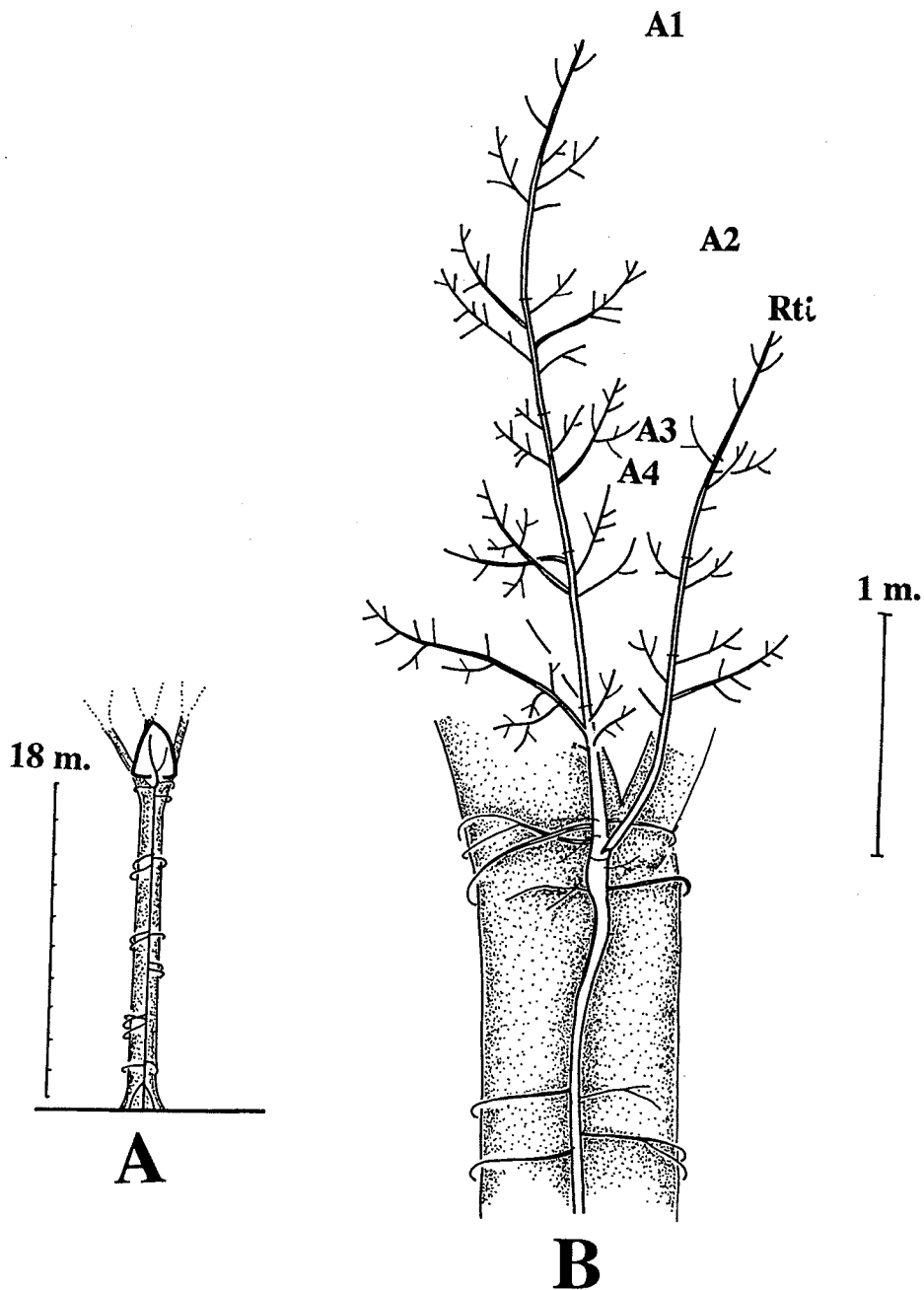


Figure 3. — *Coussapoa latifolia* Aublet, au stade de l'unité architecturale. A : position de la plante sur l'arbre-hôte. B : détail du système caulinaire (A1 : tronc ; A2 : branches ; A3-A4 : rameaux ; Rti : réitérat total immédiat.

Les rameaux A3 et A4 sont des axes orthotropes, cylindriques, à faible croissance secondaire. Ils constituent des ensembles ramifiés à croissance limitée qui peuvent atteindre 50 cm de longueur avant de tomber. Ils assurent l'essentiel de la fonction assimilatrice et la fonction reproductrice, les inflorescences de cet arbre dioïque étant portées latéralement par les axes A4.

#### LA PLANTE ADULTE (Fig. 4)

La cime de *Coussapoa latifolia* adulte est constituée de plusieurs réitérats, équivalents au tronc, situés à proximité du collet et qui proviennent de la transformation de certaines branches basses (A2) de l'unité architecturale (basitonie). Ce sont des ensembles ramifiés monopodiaux, orthotropes, à croissance et ramification rythmiques constitués de quatre catégories d'axes. Chacun forme un petit houppier dense, bien individualisé qui, en s'affaissant, passe entre les branches maîtresses de la cime de son hôte.

Le système racinaire est composé d'une racine principale (pivot) cylindrique d'environ huit centimètres de diamètre qui descend longitudinalement le long du support. Elle y est fixée par des étages régulièrement espacés de racines latérales qui entourent le tronc et qui peuvent s'anastomoser entre elles. Ce sont des axes cylindriques ne dépassant guère un centimètre de diamètre, mais qui sont très résistants à la traction.

Le pivot présente des drageons çà et là sur toute sa longueur, parfois jusqu'à proximité du sol. Ce sont des systèmes ramifiés caulinaires qui apparaissent tardivement à partir de bourgeons différenciés dans les tissus de la racine après la mise en place de la cime. Généralement ils sont constitués par un tronc unique (A'1) monopodial et orthotrope, à ramification rythmique portant des étages de branches ramifiées jusqu'à l'ordre 4, en tout point conforme à l'unité architecturale de l'espèce. Leur taille est variable mais ils peuvent atteindre 5 à 6 m de hauteur. Dans certains cas, le diamètre de leur tronc peut être égal à celui de la racine-pivot. Des racines latérales de petit diamètre sont situées à leur base et sur la zone de l'axe racinaire principal où ils sont insérés. Elles entourent le tronc de l'arbre support et assurent localement l'ancrage des drageons.

#### ARCHITECTURE ET DYNAMIQUE DE CROISSANCE DE *CLUSIA CUNEATA* BENTH

*Clusia* est un genre néotropical que l'on trouve au Costa Rica (Nadkarni, 1984), à Panama (Todzia, 1986), en Guadeloupe (forêt monospécifique, Hallé com. pers.) et à la Martinique (Fournet, 1978), au Vénézuëla (Steyermark & Huber, 1978), en Colombie (Gentry, 1986 ; Wolf, 1993). C'est un genre assez mal connu, dont la distinction des espèces par l'appareil végétatif est très difficile.

Selon les échantillons de l'herbier de l'ORSTOM à Cayenne, les espèces de *Clusia* hémi-épiphytes et terrestres recensées en Guyane, se trouvent dans différentes formations végétales. Les espèces hémi-épiphytes se rencontrent en forêt primaire dense, basse et claire, ou ripicole. Certaines espèces hémi-épiphytes qui peuvent aussi se développer au sol et les espèces terrestres, se trouvent dans des milieux plus ouverts comme les bords de pistes, les forêts secondaires, dans différents types de savanes et sur les inselbergs (Larpin, 1993).

Dans notre site d'étude, le genre *Clusia* est abondamment représenté, notamment par *Clusia cuneata* Benth. qui se rencontre en Guyane sous ses formes hémi-épiphyte et terrestre.

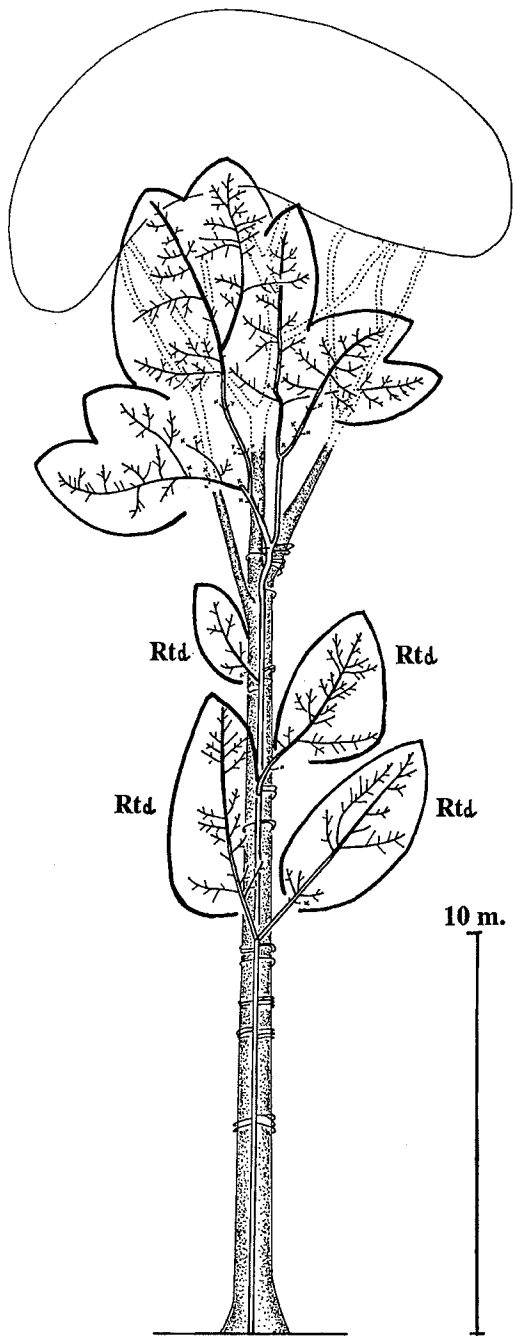


Figure 4. — *Coussapoa latifolia* Aublet, adulte. La cime de la plante adulte est entièrement constituée de réitérats immédiats (Rti). La racine principale porte des réitérats totaux différés (Rtd) ou drageons.

Cette espèce germe généralement à la base des branches maîtresses ou des fourches périphériques de la cime de l'arbre hôte, mais on peut aussi la rencontrer à différentes hauteurs sur le tronc. A partir de la zone du collet, *Clusia cuneata* construit un système caulinaire qui peut atteindre environ 5 m de hauteur. Une racine principale descend verticalement au sol sans s'appuyer nécessairement sur le support. L'ancrage de la plante a lieu au niveau de son collet grâce à un réseau de fines racines latérales issues de son pivot et de son tronc. Des racines supplémentaires peuvent également se former çà et là tout au long du pivot et entourer le tronc de l'arbre-hôte.

#### LA JEUNE PLANTE (Tab. III ; Fig. 5)

L'unité architecturale caulinaire de cette espèce est constituée de quatre catégories d'axes. Le tronc (axe A1) est monopodial orthotrope à croissance rythmique et à phyllotaxie opposée-décussée. Sa ramification est rythmique et immédiate : les branches sont disposées par étages acrotones sur les unités de croissance.

Les branches (A2) sont des monopodes à croissance indéfinie rythmique et à phyllotaxie opposée-décussée. Leur direction de croissance est orthotrope mais leur angle d'insertion initial est d'environ 90°. Leur ramification est rythmique et immédiate : elles portent des étages de rameaux (axes A3 et axes A4) situés dans la partie sub-apicale des unités de croissance (acrotonie). Ces rameaux A3 et A4 sont des axes orthotropes de faible diamètre à phyllotaxie opposée-décussée, qui assurent l'essentiel de la fonction assimilatrice.

Les branches basses présentent à proximité du tronc, des fourches divariquées qui naissent à la suite d'une floraison de l'apex de l'axe porteur. Chaque élément de fourche prolonge la branche dont il dérive et possède la même structure architecturale.

La plante présente une remarquable potentialité d'enracinement adventif au niveau des nœuds et des entre-nœuds. Des racines peuvent en effet se développer à différents niveaux du tronc, intercalées entre les verticilles de branches, et à la base des axes 2 et 3. La plupart d'entre elles sont grêles, poussent horizontalement et s'enroulent autour de l'arbre support, renforçant ainsi la fixation de l'appareil caulinaire de l'hémi-épiphyte. Certaines, situées principalement à la base du tronc ou des branches basses, ont un diamètre beaucoup plus fort et croissent verticalement vers le sol. Elles ressemblent aux racines assimilatrices qui relient le jeune plant au sol, mais nous n'avons pas pu vérifier si elles assurent effectivement cette fonction assimilatrice.

#### LA PLANTE ADULTE (Fig. 6)

La cime de *Clusia cuneata* adulte est formée de longues branches maîtresses pérennes de fort diamètre portées par un tronc très court. Celui-ci est l'axe A1 de l'arbre jeune dont la partie terminale, avortée, est tombée. Les branches dérivent des axes A2 situés à la base du tronc. Elles sont constituées de plusieurs réitérats totaux de même longueur, flexueux et affaissés sous leur propre poids, qui proviennent du développement des fourches mentionnées précédemment. Chaque

Unité architecturale de *Clusia cuneata Benth.*

Caractères architecturaux		Type d'axes			
		A 1	A 2	A 3	A 4
<b>Structure</b>		monopodiale	monopodiale	monopodiale	monopodiale
<b>Croissance linaire</b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique	rythmique
	Direction linaire	orthotrope	orthotrope	orthotrope	agéotrope
	Direction linaire	verticale	oblique ≈ 45°	oblique	
	Durée de vie ou longueur	indéfinie	longue à indéfinie	courte	courte
<b>Divers</b>		racines adventives	racines adventives	racines adventives	rarement avec racines adventives
<b>Croissance linaire</b>	Modalité	importante	moyenne	faible	très faible
	Défillement	cylindrique	conique	conique	conique
<b>Structure des UC</b>	Marqueur des arrêts de croissance	diminution longueur EN	diminution longueur EN	diminution longueur EN	diminution longueur EN
	Types d'UC*	acrotone	acrotone	acrotone	acrotone
	Nombre d'entre-nœuds ou longueur des UC	≈ 50 cm	3-4 EN ≈ 30 cm	≈ 20 cm	≈ 10 cm
<b>Ramification</b>	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique	non ramifié
	Chronologie	immédiate	immédiate	immédiate	-
	Localisation	acrotone	acrotone	acrotone	-
	Angle d'insertion	60°	60°	45°	-
	Nombre d'axes latéraux /UC	4-6	4	2-4	-
	Élagage	pérénne	élagage à long terme	caduc à court terme	caduc à court terme
<b>Symétrie</b>		bilatérale	bilatérale	bilatérale	
<b>Feuilles</b>	Phyllotaxie	opposée décussée	opposée décussée	opposée décussée	opposée décussée
	Forme	ovale à très court pétiole	ovale à très court pétiole	ovale à très court pétiole	ovale à très court pétiole
<b>Floraison</b>	Modalité	non florifère	non florifère	porte les capsules	porte les capsules
	Localisation	-	-	terminale	terminale
<b>Aptitude à la réitération</b>	Modalité	-	totale	partielle et totale	-
	Chronologie	-	immédiat	immédiat	-
	Localisation	-	base du tronc	apicale	-
	Nombre d'ordres maximum	-	4	3-4	-
	Nombre de réitérats par axe	-	2-4	1-2	-
<b>Écorce</b>	Couleur	marron	gris-marron	gris	verte
	Texture	légèrement rugueuse et fissurée	légèrement fissurée	lisse	lisse
<b>Divers</b>		racines adventives	racines adventives	racines adventives	rarement avec racines adventives

UC\* : unité de croissance ; EN : entre-nœud.

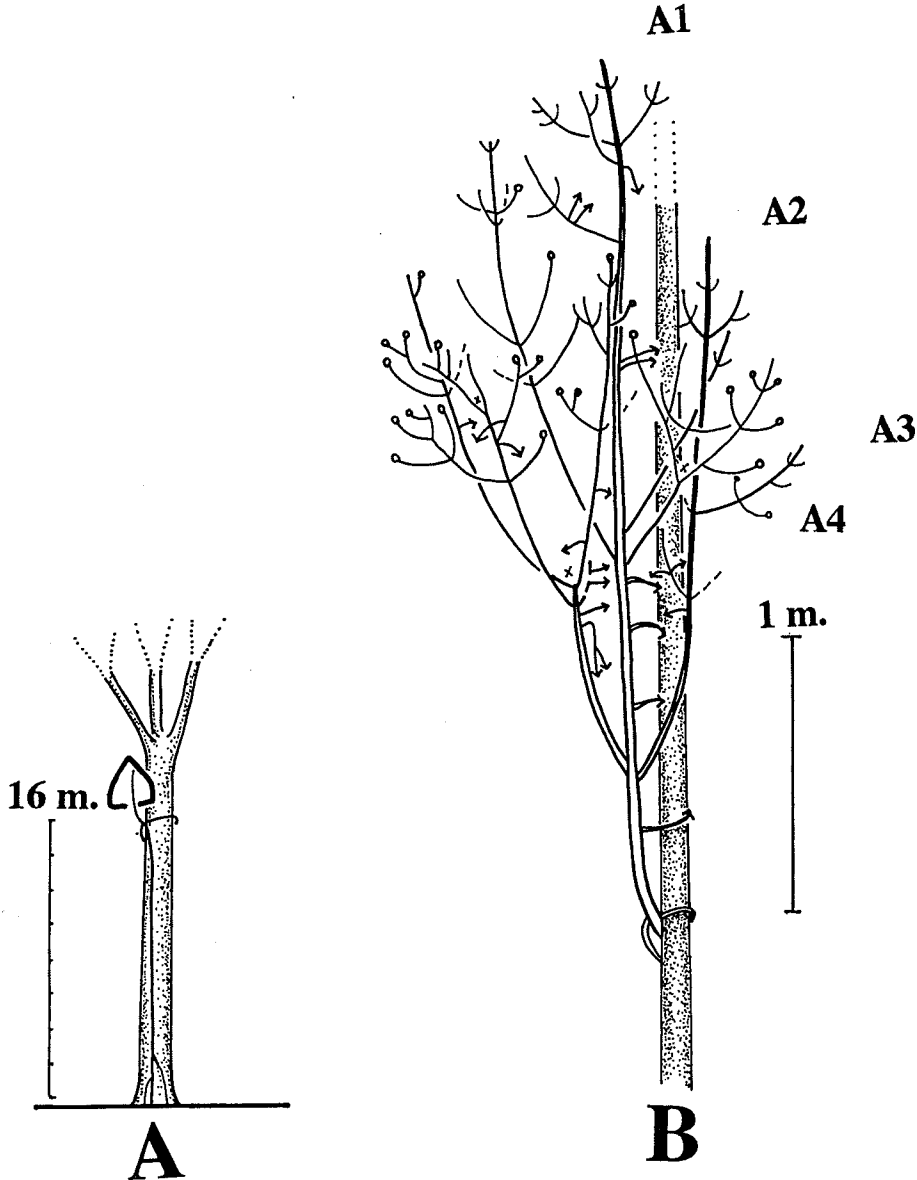


Figure 5. — *Clusia cuneata* Benth, au stade de l'unité architecturale. A : position de la plante sur l'arbre-hôte. B : détail du système caulinaire et de l'enracinement adventif développé sur les différents types d'axes (A1 : tronc ; A2 : branches ; A3-A4 : rameaux ; o : fleurs ; X : mort d'apex).

réitérat porte des étages de rameaux latéraux de petite taille ramifiés jusqu'à l'ordre 4, en tous points semblables à ceux de l'arbre jeune. Le houppier ainsi constitué s'étale horizontalement à la base de la cime du support, pouvant même rayonner autour de ce dernier.

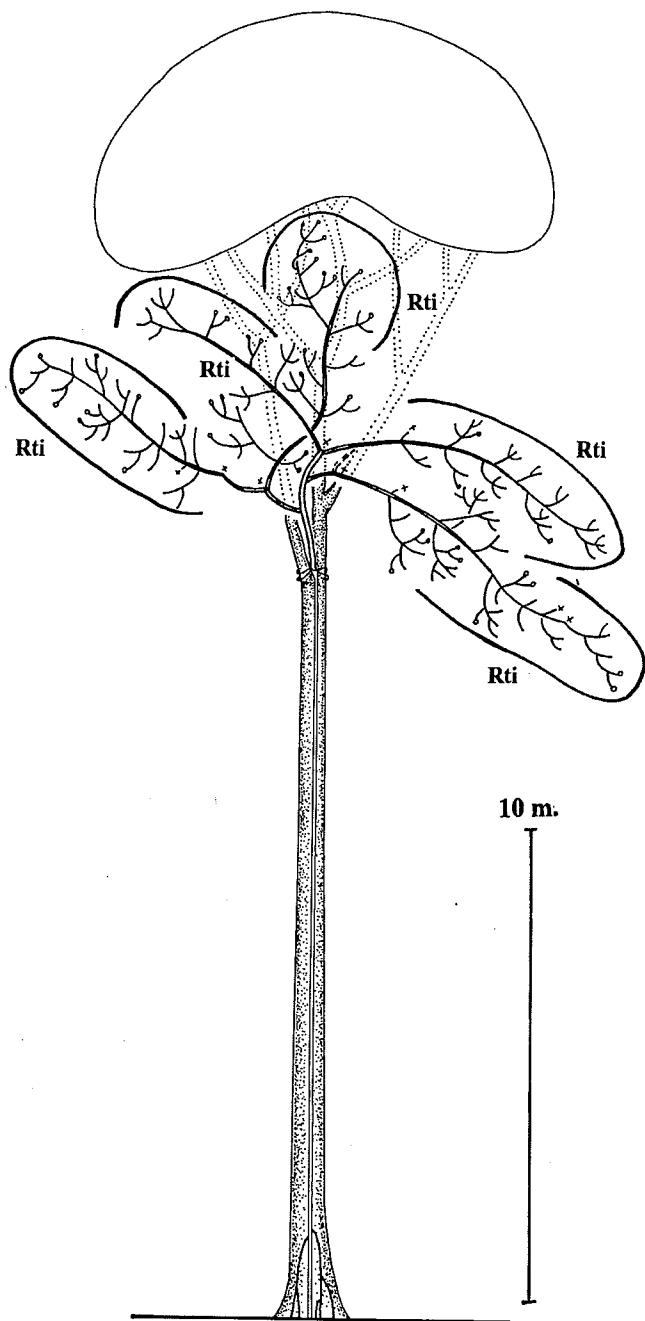


Figure 6. — *Clusia cuneata* Benth, adulte. Le système caulinaire est constitué de réitérats totaux affaissés qui s'étalent horizontalement entre les branches de la cime de l'arbre porteur.



Les trois espèces étudiées montrent deux grandes modalités réitératives : la réitération immédiate et la réitération différée.

La première est un processus au cours duquel une branche ou un rameau en croissance acquiert la structure de son axe porteur. C'est ce phénomène qui conduit à la formation des fourches à l'extrémité des branches (réitération partielle immédiate) et du tronc affaissé (réitération totale immédiate) chez *Ficus nymphaeifolia*. C'est aussi ce processus qui donne naissance aux grands réitérats totaux qui apparaissent à la base du tronc chez *Clusia cuneata* et *Coussapoa latifolia*.

La réitération différée correspond au développement d'axes surnuméraires à partir de bourgeons latents ou néoformés. Elle a été observée chez certaines espèces de figuiers. *Ficus amazonica*, héli-épiphyte sud-américain, présente une réitération différée à la suite du marcottage aérien, qui lui permet de conquérir graduellement la cime de son hôte par de multiples points d'ancrage (Caraglio, 1986). Chez les trois espèces héli-épiphytes étudiées, ce phénomène est apparemment moins répandu que la réitération immédiate. Elle semble absente chez *Ficus nymphaeifolia* et *Clusia cuneata*, sauf à l'occasion de traumatismes qui détruisent une partie de l'organisme. En revanche, elle a été rencontrée chez *Coussapoa latifolia* où elle donne naissance aux drageons qui se forment tout au long de la racine principale.

Ces deux modes de réitération ont des conséquences importantes sur le mode d'occupation de l'espace par ces plantes.

Chez *Ficus nymphaeifolia*, l'appareil caulinaire est principalement constitué par un tronc unique à croissance très importante, portant de longues branches latérales simples. La réitération immédiate ne fait que renforcer cette unité architecturale par l'apparition d'axes supplémentaires dans la partie périphérique de la couronne. Ce processus favorise l'étalement et l'extension de l'organisme et contribue à surcimer l'arbre porteur. Cette croissance essentiellement apicale confère à ce figuier le comportement typique d'une plante arborescente.

La réitération immédiate chez *Coussapoa latifolia* et *Clusia cuneata* conduit à un mode d'occupation de l'espace complètement différent. La faible croissance en hauteur du tronc liée à l'existence d'une réitération basale, oblige ces plantes à se développer complètement au sein de la cime de l'arbre hôte. Elles sont donc en compétition directe pour la lumière avec les branches maîtresses de la couronne du support. La réitération immédiate basale semble être une propriété qui pallie cet inconvénient ; elle permet l'apparition d'ensembles ramifiés qui vont s'intercaler entre les branches maîtresses du support, soit verticalement comme chez *Coussapoa latifolia* où les réitérats totaux sont dressés, soit plus ou moins horizontalement comme chez *Clusia cuneata* où les réitérats s'affaissent et rayonnent à partir de la souche dans toutes les directions où existe un espace disponible. Ce mode de réitération basale confère à ces deux espèces un comportement buissonnant.

La réitération différée semble jouer un rôle bien différent dans l'occupation du milieu. En conduisant au développement de drageons, elle permet à *Coussapoa latifolia* d'explorer de nouveaux espaces éloignés du point de germination initial et qui s'étendent tout au long de la racine principale. Cette propriété a deux avantages. D'une part, elle accroît considérablement le volume assimilateur global de la plante. D'autre part, elle augmente les possibilités de survie de la plante en cas de traumatisme. La chute d'une branche maîtresse de l'arbre support entraîne

fréquemment la destruction d'une partie de l'hémi-épiphyte. Chez *Clusia cuneata* un tel évènement conduit la plupart du temps à la mort de l'organisme. Dans des conditions particulières de fort éclaircissement, la présence de dragons chez *Coussapoa latifolia* permet en revanche à l'organisme de continuer à vivre.

Ces constatations suscitent plusieurs réflexions.

Le fait de rencontrer des arbres et des buissons chez les hémi-épiphytes conduit à se demander s'il est pertinent de les considérer comme un type biologique particulier, ainsi qu'on l'admet classiquement (Schimper, 1888 ; Schnell, 1971). Nous pensons qu'il est nécessaire de sortir de ce clivage et de considérer les hémi-épiphytes non comme un type mais comme un comportement commun à différents groupes biologiques tels que les arbres, les buissons et peut-être les lianes et les herbes. L'existence d'espèces arborescentes ayant selon le milieu un comportement terrestre ou hémi-épiphyte (Caraglio, 1985 ; Compton & Musgrave, 1993) va d'ailleurs pleinement dans ce sens. Cette façon de voir nous paraît plus efficace pour comprendre le fonctionnement global de ces plantes et notamment les relations qu'elles entretiennent avec l'arbre support et le milieu.

Le deuxième point concerne les relations qui existent entre les hémi-épiphytes et leurs arbres supports. L'occupation de l'espace par l'appareil caulinaire des hémi-épiphytes buissonnants correspond à un partage du volume aérien disponible entre ses branches et celles de l'hôte. En revanche, dans le cas de l'organisme arborescent on assiste à une juxtaposition des cimes à peine intriquées. Dans le premier cas, il y a vraisemblablement une compétition assez forte pour la lumière entre l'hémi-épiphyte et l'arbre alors que, dans le second, la concurrence semble moins importante, sauf peut-être durant les stades de jeunesse.

Curieusement ce rapport de compétition semble inverse si on considère l'appareil racinaire. Chez *Ficus*, le développement des racines est en effet en concurrence directe avec celui du tronc de l'arbre support au point de mettre sa vie en danger. Ce caractère, lié à l'autoportance assurée par les racines anastomosées, donne au figuier la capacité de survivre à son hôte après avoir contribué à l'éliminer. Chez *Coussapoa* et *Clusia* en revanche, les racines aériennes, même celles qui assurent l'ancrage de la plante, ne semblent pas entraver significativement la croissance de l'hôte. Leur vie est étroitement dépendante de celle de leur support ; lorsque celui-ci tombe, il les entraîne avec lui dans sa chute. Ce comportement peut être comparé à celui d'un commensal, ainsi que le soulignaient déjà Benzing et Seemann en 1978. Devons-nous considérer que tous les hémi-épiphytes buissonnants ou arborescents ont ces types de comportement ? Il est prématuré de le dire avec seulement trois espèces étudiées, mais l'idée nous semble suffisamment intéressante pour la présenter ici et être explorée plus avant.

Notre étude fait apparaître par ailleurs que les hémi-épiphytes présentent exactement les mêmes modes de réitération que les végétaux terrestres : réitération totale ou partielle, immédiate ou différée, basale ou apicale, etc. Même si les modalités réitératives jouent un rôle primordial dans la manière dont les hémi-épiphytes se développent dans la cime de l'arbre-hôte, elles ne sont donc nullement un facteur adaptatif qui aurait pu conduire certaines plantes vers l'hémi-épiphytisme au cours de l'évolution.

Ainsi, sommes-nous amenés à considérer que le comportement hémi-épiphyte ne doit pas être attribué à un facteur unique qui à lui seul serait responsable de l'adaptation de ces plantes à leur milieu. Ce mode de vie repose sur un syndrome de caractères dont la convergence permet aux plantes concernées de vivre en hémi-épiphytes. C'est le cas par exemple du nombre et de la taille des

graines, du développement des racines adventives, des mécanismes de captage et de rétention d'eau (Madison, 1977). Nous pensons maintenant à l'issue de cette étude que, même si elles ne sont pas décisives, il est également nécessaire de tenir compte des modalités de réitération dans la définition de l'hémi-épiphytisme.

## CONCLUSION

Notre étude montre que la réitération joue un rôle important dans l'établissement des relations spatiales entre les hémi-épiphytes et leurs supports. La réitération immédiate peut les conduire ainsi soit à juxtaposer, soit à disposer leurs branches entre celles de leur support. La réitération différée augmente quant à elle les possibilités d'explorer de nouveaux espaces et permet à la plante de survivre dans un environnement plus instable. Il faudrait maintenant élargir cette étude en considérant un nombre important d'espèces dans différentes zones géographiques, notamment dans des genres possédant des espèces hémi-épiphytes ligneuses tels que *Metrosideros* (Myrtaceae), *Fragraea* (Loganiaceae), *Griselinia* (Cornaceae), *Oreopanax* (Araliaceae), etc., afin de valider ces premiers résultats et de déceler d'autres modalités éventuelles de réitération. Il est signalé par exemple (Zimmermann *et al.*, 1968 ; Corner, 1976 ; Caraglio, 1986 ; Putz & Holbrook, 1989), que certaines espèces de *Ficus* sont capables de marcotter dans la cime de l'arbre support, et nous-mêmes avons observé une telle situation chez quelques espèces de *Clusia*. Par ailleurs, il serait nécessaire d'analyser la réitération des systèmes racinaires ; selon les taxons, les racines assurent des modes d'ancrage différents et cette propriété essentielle pour les hémi-épiphytes semble bien reposer au moins en partie sur l'aptitude à la réitération racinaire. Nous espérons ainsi en prolongeant ce travail contribuer à une meilleure compréhension des processus permettant l'adaptation des plantes à leur environnement.

## RÉSUMÉ

L'analyse architecturale de trois espèces hémi-épiphytes guyanaises *Ficus nymphaeifolia* (Moraceae), *Clusia cuneata* (Clusiaceae) et *Coussapoa latifolia* (Cecropiaceae), fait ressortir le rôle que joue le processus de réitération dans l'édification de la plante, et dans ses relations spatiales avec la cime de l'arbre support. Les modalités réitératives qui interviennent chez ces espèces, conduisent à la formation de différentes structures : arborescente dans le cas de *Ficus* et buissonnantes chez *Clusia* et *Coussapoa*. Ces comportements permettent aux hémi-épiphytes étudiés d'occuper différemment l'espace aérien. Quelques réflexions sont émises sur la notion d'hémi-épiphyte en tant que type biologique et sur les conséquences évolutives de la réitération dans le passage des Angiospermes terrestres à l'hémi-épiphytisme.

## SUMMARY

An architectural analysis of 3 Guianese species of hemi-epiphytes (*Clusia cuneata*, Clusiaceae, *Ficus nymphaeifolia* and *Coussapoa latifolia*, Moraceae) has

been undertaken in order to determine the role of shoot reiteration in hemi-epiphyte plant construction and how it is related to spatial relationship with the host-tree crown. Two different patterns of shoot reiteration can ultimately be identified : arborescent forms (e.g. *Ficus*) or shrub-like ones (*Coussapoa*, *Clusia*). Each of these life-form categories allows the hemi-epiphytes here studied to use the available space differently. Thus, *F. nymphaeifolia* succeeds in overshadowing its host-tree ; *C. latifolia* intercalates its branches inbetween those of its host-tree in a vertical way ; and *C. cuneata* colonises empty spaces through a more or less horizontal direction. Reflections on the classical concept of hemi-epiphytism as a life form are given. Moreover the evolutionary consequences of shoot reiteration in the transition from terrestrial to hemi-epiphytic forms are discussed.

## REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée grâce aux financements et au soutien logistique de l'ORSTOM et du CNRS. Nous remercions particulièrement le Professeur F. Hallé, G. Caballé, D. Sabatier et toute l'équipe du Laboratoire de Botanique de l'Université de Montpellier II, pour leurs critiques constructives. Nous remercions également Yves Caraglio pour ses conseils et ses remarques toujours enrichissantes.

Il s'agit de la publication 95-022 de l'Institut des Sciences de l'Evolution (CNRS-URA 327, Montpellier).

## RÉFÉRENCES

- ATGER, C. & EDELIN, C. (1964). — Stratégies d'occupation du milieu souterrain par les systèmes racinaires des arbres. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 49 : 343-356.
- BARTHÉLÉMY, D., EDELIN, C. & HALLÉ, F. (1989). — Architectural concepts for tropical trees. In : L. B. Holm Nielsen, I. C. Nielsen & H. Balslev pp. 89-100, Academic Press, Londres.
- BÉNÉTEAU, A. (1981). — Quelques données sur les épiphytes de la région de la piste de Saint-Elie. *Ecosystème Forestier Guyanais : Bulletin de Liaison du Groupe de Travail ECEREX*, 3 : 34-36.
- BENZING, D., H. & SEEMANN, J. (1978). — Nutritional piracy and host decline : a new perspective on the epiphyte-host relationship. *Selbyana*, 2 : 133-148.
- BERG, C.C. & DEWOLF, G.P. (1975). — *Flora of Suriname*. Lanjouw, J. et Stoffers, A.L. Brill, Leiden, 5(1) : 173-318.
- BERG, C.C. (1989). — Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia*, 45 : 605-611.
- BERG, C.C., AKKERMANS, R.W.A. & VAN HEUSDEN, E.C.H. (1990). — *Flora neotropica. Cecropiaceae : Coussapoa et Pourouma, with an introduction to the family*. The New York Botanical Garden, New York.
- BERG, C.C. & WIEBES, J.T. (1992). — *African fig trees and fig wasps*. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Verhandelungen Afdeling Natuurkunde, Tweede Reeks, Deel 89, Amsterdam.
- BESSEY, E.A. (1908). — The Florida strangling figs. *19th Annual Report of the Missouri Botanical Garden*, 25-43.
- CARAGLIO, Y. (1985). — *Architecture de quelques espèces du genre Ficus L.* Mémoire de DEA, Université de Montpellier II.
- CARAGLIO, Y. (1986). — Apparition du port buissonnant chez certains *Ficus*. In : Comptes Rendus du Colloque International « l'Arbre », Montpellier, 9-14 sept. 1985. *Naturalia Monspeliensia* n° hors série, pp. 125-137.
- CATLING P.M. & LEFKOVITCH, L.P. (1989). — Associations of vascular epiphytes in Guatemalan cloud forest. *Biotropica*, 21 (1) : 35-40.

- COMPTON, S.G. & MUSGRAVE, M.K. (1993). — Host relationships of *Ficus burtt-davyi* when growing as a strangler fig. *S. Afr. J. Bot.*, 59(4) : 425-430.
- CORNER, E.J.H. (1958). — An introduction to the distribution of *Ficus*. *Reinwardtia*, 4 (3) : 325-355.
- CORNER, E.J.H. (1976). — The climbing species of *Ficus* : derivation and evolution. *Philosophical transactions of the Royal Society of London-Biological sciences*, 273 (925) : 359-386.
- DANIELS, J.D. & LAWTON, R.O. (1991). — Habitat and host preferences of *Ficus crassiuscula*, a neotropical strangling fig of the lower-montane rain forest. *Journal of Ecology*, 79 : 129-141.
- DOBZHANSKY, T. & MURÇA-PIRES, J. (1954). — Strangler trees. *Scientific American* : 78-80.
- EDELIN, C. (1984). — *L'architecture monoopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Montpellier II.
- EDELIN, C. (1986). — Stratégie de réitération et édification de la cime chez les Conifères. In : Compte-Rendu du Colloque International l'Arbre, Montpellier, 9-14 sept. 1985. *Naturalia Mospeliensia* n° hors série, pp. 139-158.
- FOURNET, J. (1978). — *Flore illustrée des phanérogames de Guadeloupe et de Martinique*. INRA, Paris.
- GENTRY, A.H. (1986). — Species richness and floristic composition of Choco region plant communities. *Caldasia*, 15 (71-75) : 71-91.
- GENTRY, A.H. & DODSON, C.H. (1987). — Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 74 : 205-233.
- GUY, P.R. (1977). — Notes on the host species of epiphytic figs on the flood-plain of the Mana Pools Game Reserve, Rhodesia. *Kirkia*, 10(2) : 559-562.
- LARDIN, D. (1993). — *Les formations ligneuses sur un inselberg de Guyane française*. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie (Paris 6), Paris.
- MADISON, M. (1977). — Vascular epiphytes : their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*, 2(1) : 1-13.
- MICHALOUD, G. & MICHALOUD-PELLETIER, S. (1987). — *Ficus* hémi-épiphytes (Moraceae) et arbres supports. *Biotropica*, 19 (2) : 125-136.
- NADKARNI, M.M. (1984). — Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. *Biotropica*, 16 (4) : 249-256.
- PUTZ, F.E. & HOLBROOK, N.M. (1986). — Notes on the natural history of hemiepiphytes. *Selbyana*, 9 : 61-69.
- PUTZ, F.E. & HOLBROOK, N.M. (1989). — Strangler fig rooting habits and nutrient relations in the llanos of Venezuela. *Amer. J. Bot.*, 76 (6) : 781-788.
- RAMIREZ, W.B. (1977). — Evolution of the strangling habitat in *Ficus* L. Subgenus *Urostigma* (Moraceae). *Brenesia*, 12/13 : 11-19.
- RAO, A.N. (1966). — Developmental anatomy of natural root grafts in *Ficus globosa*. *Australian J. Bot.*, 14 : 269-276.
- RICHARDS, P. W. (1952). — *The tropical rain forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SCHMITT, A.K., LEE, H.S.J. & LUTTGE, U. (1988). — The response of the C3-CAM tree, *Clusia rosea*, to light and water stress. *J. Exp. Bot.*, 39 (208) : 1581-1590.
- STEYERMARK, J.A. & HUBER, O. (1978). — *Flora del Avila. Flora y vegetación de las montañas del Avila de la Silla y del Naiguata*. Caracas.
- TING, I.P., HANN, J., HOLBROOK, N.M., PUTZ, F.E., STENBERG, L. DA S.L., PRICE, D. & GOLDSTEIN, G. (1987). — Photosynthesis in hemiepiphytic species of *Clusia* and *Ficus*. *Oecologia*, 74 : 339-346.
- TODZIA, C. (1986). — Growth habits, host tree species, and density of hemiepiphytes on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*, 18 : 22-27.
- WOLD, J.H.D. (1993). — *Ecology of epiphytes and epiphyte communities in montane rain forests, Colombia*. Thèse doctorale, University of Amsterdam, Amsterdam.
- ZIMMERMANN, M.H., WARDROP, A.B. & TOMLINSON, P.B. (1968). — Tension wood in aerial roots of *Ficus benjamina* L. *Wood Science and Technology*, 2 : 95-104.

